Acta Phytotaxonomica Sinica

## 释百合科(广义)分类的沿革及对我国 今后研究的展望<sup>\*</sup>

汤彦承

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093)

## NOTES ON CHANGES IN CLASSIFICATION OF LILI-ACEAE (S. L.) AND PERSPECTIVE IN CHINA

Tang Yan-chen

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

An attempt is made to elucide some pronounced changes in the classification of Liliaceae sensu lato in the last 60 years. The changes in the classification of Liliaceae s. l. have to involve the classification of its related families. In order to understand the different treatments of it by Engler & Prantl (1930), Hutchinson (1934), Dahlgren et al. (1985, embodies G. Dahlgren, 1989), Takhtajan (1987), and Thorne (1992), a concise table of approximate concordance of taxa (with tribe as a main basic unit) of the order Liliiflorae sensu Engler & Prantl with those recogizied in the other four systems is given. The considerations and the taxonomic characters adopted by Hutchinson, who may be the first author to change drastically the classification of Liliaceae sensu lato, are more detailedly explained than those in Dahlgren et al., Takhtajan, and Thorne's systems. Comments on the benefits of narrower and broader circumscription at family level are made. The present author does not agree with elevating all subfamilies or satellite groups to the rank of family if the segregated families remain the closest relatives without the change in systematic position. Different hypotheses of the origin of the monocotyledons proposed by Hutchinson, Takhtajan and Dahlgren et al. are also introduced. Although the opinion of Dahlgren et al. (1985) has not been accepted by many authors, their peculiar methodology is worth noting. On the basis of the distribution of character states common to the monoctyledons and the dicotyledons they postulate a hypothetical taxon. Then the derivation of an ancestral monocotyledon from this hypothetical taxon might only have involved a few steps. Such an ancestral monocotyledon does not exist,

本研究得到国家自然科学基金 930010 项目的资助。蒙业师吴征缢教授和陈心启、路安民、洪德元诸教授审阅并提出宝贵意见,以及后者帮助修改英文摘要,一并致谢。
 1994-01-06 收稿。

but the closest extant plant is perhaps Trichopus (Trichopodaceae, Dioscoreales). Certainly Tichopus is not a direct link between the monocotyledons and the dicotyledons, but it exhibits a number of features that are also found in Annonales (superodeer Magnolianae). Thus the Dioscoreales are favoured by them as the least derived monocotyledons. They place the Dioscoreales at the beginning of their system as the first order of the superorder Lilianae. The author gives some suggestions for investigations of Liliaceae s. l. in China today. Among them the extensive studies (in morphological, chromosomal and molecular aspects) of some selected groups, such as Lilium, Monocharis, Paris etc., seems more realistic because they are distributed in N. Hemisphere. It is easy to collect the materials.

Key words Lilianae; Liliales; Asparagales; Liliaceae; Amaryllidaceae; Taxonomy

本文试图阐明近 60 年来一些作者对广义百合科所作的重大变革。广义百合科分类的变革不能不 涉及其近缘科的分类,因此我们以 Engler & Prantl (1930) 的 Liliiflorae 目中的族作为基本单位,列表 以明 Hutchinson (1934)、Dahlgren et al. (1985,包括 G. Dahlgren, 1989)、Takhtajan (1987)和 Thorne (1992) 各系统所作不同的处理。作者对 Hutchinson 的观点和其采用的分类特征作了较详细的介绍,因 为他可能是对广义百合科作重大变革的第一个作者, 而对 Dahlgen et al.、Takhtajan 和 Thorne 系统的 介绍则较为简略。本文还讨论了科级范围大小的利弊,不同意有些作者仅仅将亚科或卫星类群都提升为 科的作法。假如这种提升之后仍如原先的科保留于同一类群之中,而不作系统上的改变,则意义不大。 本文对 Hutchinson、Takhtajan 和 Dahlgren et al. (1985) 的单子叶植物起源的假说也作了介绍。虽然 Dahlgren et al. 的见解未被大多数作者所接受,但他们的方法论值得注意。基于单子叶植物和双子叶植 物的共性,他们假设出一个臆想的分类群,从这个臆想的分类群演进到一个单子叶植物祖先只需经过最 少的步段,这样的一个单子叶植物祖先现在是不存在的,但最接近它的是现存的 Trichopus(隶 Trichopodaceae, Dioscordales)。Trichopus 肯定不是单子叶植物和双子叶植物之间的一个直接联系的纽带, 但它 有许多特征可以在 Annonales (隶 Magnolianae 超目) 中找到。因此,他们认为 Dioscoreales 是最不特化 的单子叶植物,把它作为百合超目的第一个目,置于单子叶植物系统的最前位置。本文作者最后对今后 我国开展广义百合科研究提出一些建议,其中以选择一些分布于北半球类群,如 Lilium, Monocharis, Paris 等等,作广泛研究(可从形态学、细胞学、分子系统学三个层次进行)最为现实,因为对它们取 材比较容易。

关键词 百合超目;百合目;天门冬目;百合科;石蒜科;分类学

## 0 前言

《中国植物志》(百合科)出版之后,汤彦承、梁松筠(1983)曾介绍中国百合科系统梗概。在此期间,国家自然科学基金会曾批准有关百合科植物研究课题约8项(高文淑,1991)。据不完全统计,在我国各种刊物上发表论文130篇,《云南植物研究增刊 1990》还出版了"百合类群植物研究专辑"一本。说明我国百合科植物研究工作获得了众多的成果。

众所周知,若按 Engler & Prantl 系统 (1930),广义的百合科包括 233 属,约 3000 种。全科广泛分布于南、北半球的热带和温带,尤以热带和暖温带为多,被植物地理学家 Good (1974) 列为世界广布的第 11 个大科。可惜我们 1983 年的短文过于简要,只局限于与我国有关的属的系统变革,且很少涉及各家系统的分类学思想。因此,不免影响我国百合

科工作者在广泛的背景下进行选题和总结。况且自我们文章发表以后,Dahlgren et al. (1985)和 G. Dahlgren (1989)对 Dahlgren & Clifford (1982)的系统,以及 Takhtajan (1987)对其 1980年的系统和 Thorne (1992)对其 1983年的系统都作了较大的修改。为弥补前文的不足,拟改用 Dahlgren、Takhtajan和 Thorne 系统最新资料,并将范围扩大到 Engler & Prantl (1930)的 Reihe (order) Liliiflorae的高度,在分类学上作正本清源的回顾,以讨论广义百合科的变革历史,为今后开展中国百合科植物分类和区系研究作一准备。为此,作者再次不揣冒昧,撰此小文,以飨读者。同时今年适值业师、中国百合科植物研究的奠基者汪发缵、唐进教授先后逝世 10和 11周年,谨以此文为之纪念,缅怀先师们的业绩。凡 1983年一文中已涉及的问题,本文将省略或少述,以免重复,而着重讨论 Hutchinson、Dahlgren、Takhtajan和 Thorne各家系统的分类学思想,以及他们对单子叶植物起源的论点。同时作者还兼论了"科"的大小范围的利弊等等。

## 1 Lindley, Bentham & Hooker, 和 Engler & Prantl 系统的简介\*

在把 Engler & Prantl (1930) 系统中的 Liliiflorae 目和 Hutchinson (1934)、Dahlgren et al. (1985)、Takhtajan (1987) 和 Thorne (1992) 诸系统中的分类群作对比之前, 本文 列表 (表 1), 试将 Lindley (1853)、Bentham & Hooker (1883) 以及 Engler & Prantl (1930) 系统作一简要介绍。一方面以窥各系统在利用性状(如子房上、下位)等方面的 继承性。另一方面正如 Dahlgren & Clifford (1982) 早就指出,虽然 Lindley 单子叶植物系 统中只有 2 个"目"的范围被现代系统学家所接受,而"科"的内容多少已全然改观,但 其骨架的大部分至今在许多现代分类系统中还得到反映。Yeo (1989) 也有同样意见,认 为 Dahlgren et al. 所划定的狭义的百合科范围,和 Lindley 系统中百合科的 Tulipeae 族的 范围相似,等等。值得一提的是, Lindley 把单子叶植物分成 2 个 class, Endogenes 和 Dictyogenes, 在 class 以下分若干 allien (相当于现在的"目") 和 order (相当于现在的 "科"),并以-ales 和-aceae 的词尾,分别接于前一类群和后一类群的一个属名词干上。他 的 Dictyogenes 纲包括单子叶植物的 Dioscoreales 和很多双子叶植物,表示 Dioscoreales 和 双子叶植物有不少共同特征,(转引自 Dahlgren, Clifford 1982)。事隔 130 年后, Dahlgren 等人的研究表明,认为生长于热带森林中的 Trichopus 属植物(隶 Trichopodaceae, Dioscoreales) 是现存最接近于原始单子叶植物的代表 (Dahlgren et al., 1985), 这一不谋而合 的事实,不免发人深省。

Hutchinson (1934) 在评述 Bentham & Hooker 系统时,认为是否把有亲缘关系的科置于一起,就这一点而论,他们的系统远不如 Lindley 系统。他们虽然将禾本科一类植物置于最后,但将包含像兰科那样高度进化的类群置于最前,实属憾事。

Engler & Prantl (1930) 将单子叶植物分为 11 个 Reihe (相当于现在的"目"),为避免繁琐,在表 1 中只列举其 Reihe 9 Liliiflorae。这个目包括 10 个科,分隶于 3 个亚目 (Unterreihe),从其分类中,不难看出他们十分重视子房上、下位这一特征,并认为子房下位是由上位进化而来(Lawrence, 1951)。

<sup>\*</sup> 考虑到本文读者均系专业人员,为节省篇幅,本文中所有分类群的拉丁植物学名称,均不附中文名。

表 1 Lindley 和 Bentham & Hooker 单子叶植物系统大纲, Engler & Prantl 百合目系统大纲, Table 1 Outline of Lindley and Bentham & Hooker's System of Monocotyledoms, Outline of Engler & Prantl's System of the Order Liliiflaroe

A. Lindley "The Vegetable Kingdom" ed. 3. (1853) (Dahlgren & Clifford 1982: 2)

Class Endogenes [leaves parallel-veined, permanent; wood of the stem always confused]

Glumales: Graminaceae, Cyperaceae, Desvauxiaceae (=Centrolepidaceae), Restonaceae, Eriocaulaceae

Arales: Pistiaiceae (incl. Lemnaceae), Typhaceae (incl. Sparaginaceae), Araceae, Pandanaceae (incl. Cyclanthaceae)

Palmales : Palmaceae

Hydrales: Hydrocharitaceae, Najadaceae (incl. Zannichallia, Phyllospadix etc.), Zosteraceae (incl. Cymodocea and Posidonia), Triuridaceae

Narcissales; Bromeliaceae, Taccaceae, Haemodoraceae (incl. Velliziaceae), Hypoxidaceae, Amaryllidaceae (incl. Agavaceae and Alstroemeriaceae), Iridaceae

Anomales; Musaceae (incl. Heliconiaceae and Strelitziaceae), Zingiberaceae (incl. Costaceae), Marantaceae (incl. Cannaceae)

Orchidales: Burmanniaceae, Orchidaceae (incl. Cypripediaceae), Apostasiaceae

Xyridales: Philydraceae, Xyridaceae (incl. Rapateaceae), Commelinaceae, Mayacaceae

Juncales: Juncaceae (incl. Narthecium, Astelia, Lomandra, Susum, Calectasia, Kingia etc.), Orontiaceae (= Araceae p. p.)

Liliales, Gilliesiaceae (=Gillesia, Miersia), Melanthiaceae (incl. Colchicaceae), Liliaceae (sensu lato), Pontederiaceae

Alismales: Butomaceae, Alismaceae, Juncaginaceae (incl. Scheuchzeriaceae, Aponogetonaceae, Potamogetonaceae)
Class Dictyogens [leaves net-veined, deciduous; wood of stem, when perennial, arranged in a circle with central pith]

Dioscoreales: Dioscoreaceae, Smilacaceae, Philesiaceae, Trilliaceae, Roxburghiaceae many dicotyledons also belong to this class

B. Bentham & Hooker "Genera Plantarum" (1883) (Hutchinson 1934; 1. Lawrence 1951; 116)

Series I. Microspermae [ovary inferor, seeds minute]

Hydrocharitaceae, Burmanniaceae, Orchidaceae

Series I. Epigynae [ovary usually inferior, seeds large]

Scitamineae, Bromeliaceae, Haemodoraceae, Iridaceae, Amaryllidaceae, Taccaceae, Dioscoreaceae

Series 1. Coronarieae [ovary superior, perianth colored]

Roxburghiaceae, Liliaceae, Pontederaceae, Philydraceae, Xyridaceae, Mayacaceae, Commelinaceae, Rapateaceae

Series N. Calycinae [ovary superior, perianth greenish]

Flagellariaceae, Juncaceae, Palmae

Series V. Nudiflorae [perianth mostly none, seed albuminous]

Pandanaceae, Cyclanthaceae, Typhaceae, Araceae, Lemnaceae

Series W. Apocarpae [pistils more than one and distinct]

Triuridaceae, Alismataceae, Najadaceae

Series W. Glumaceae [perianth reduced, scaly bracts present and conspicuous]

Eriocaulaceae, Centrolepidaceae, Restiaceae, Cyperaceae, Gramineae

Engler and Prantl "Die Naturlichen Pflanzenfamilien Auflage 2, Band 15a" (1930)

Reihe Liliiflorae

(a) flower always hypogynous

Unterreihe Iuncineae

Juncaceae

Unterreihe Liliineae

Stemonaceae, Liliaceae

(b) flower hypogyous and epigynous

Haemodoraceae

(c) flower epigyuous

Amaryllidaceae, Velloziaceae, Taccaceae, Dioscoreaceae

Unterreihe Iridineae

Iridaceae

# 2 Hutchinson、Dahlgren et al.、Takhtajan 和 Thorne 对 Engler & Prantl 的百合目的变革

我们选择 Engler & Prantl 系统 (1930) 的 Reihe Liliiflorae 作为起点,以讨论其各科、族的变革历史。为了简明起见,试列表 (表2) 以对照5个系统中有关各科、族的关系。在这里,需作3点说明: (a) 为什么不选择最近出版 Melchior,H. (ed.) A Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien 12 Auflage 2 Band (1964) 的系统作为 Engler 百合目系统的起点,反而选择更早的 Engler & Prantl 系统?这是由于12版的 Engler 系统与1930年的相比较,有较多的修改,在某些方面已采取后来作者的见解,若采用它作为起点,不易看出变革的历史; (b) 基本上以"族" tribe 作为对比单位,因为其它四个系统大都以 Engler & Prantl 系统中的"族"作为垂直或水平的变动(Davis,1978,Vertical and horizontal changes);(c) 各家对 Juncaceae 和 Iridaceae 的观点比较一致,因此着重讨论的是 Unterreihe Liliineae 百合亚目。

## 2.1 Hutchinson 对百合亚目的变革

Hutchinson 于1934年出版他的 "The families of flowering plants" 第2册单子叶植物,到1973年出版该书的第3版,虽时隔40年,若把第3版与第1版比较,对要讨论的百合类植物部分改变不大,仅增加了一些新发表的属或归并一些属。因此,我们仍以1934年版作为讨论的基础,可以明显看出 Hutchinson 是对 Engler & Prantl 的百合亚目作重大变革的第一人。

## 2.1.1 对百合科的变革

- (a) 将其中非旱生的木本类群分出独立成科,如 Ruscaceae, Philesiaceae 和 Smilacaceae。Ruscaceae 共3属,从 Asparageae 族中分出,非但以其独特的外形,如叶退化为膜质鳞片而枝条转化为叶状枝,并局限分布于地中海地区。Luzuriageae 族提升为 Philesiaceae, 它不但和百合目的其它科在形态上有较大区别,如木质的茎,叶具网脉,且间断分布于南半球的三大洲,因此移出百合目,和 Alstroemeriaceae (原石蒜科的一个族)、Petermanniaceae (从 Dioscoreaceae 分出) 共3科,组建 Alstroemeriales 目。Smilaceae 族也以其独特的习性,叶柄转化为卷须,花通常雌雄异株,花药汇合成一室,而提升为 Smilacaceae 科。
- (b) 将其中大部分为旱生的 Dracaenoideae 亚科(包括 Yucceae 族、Nolineae 族和 Dracaeneae 族的大部分) 和石蒜科的 Agavoideae 亚科,合并成 Agavaceae 科。虽然 Hutchinson 承认它独立成科,但认为本科除了它特殊的习性(叶多集生茎顶或基生、质厚、多具纤维)和生境(多生于热带和亚热带的半沙漠地区)之外,与百合科之间并无一个特征能把它们截然分开。但后来证明,Hutchinson 把 Yucca(成为 Dahlgren et al.、Takhtajan 和 Thorne 系统的 Yuccoideae)和 Agavoideae 联系在一起是正确的。因为胚胎学和细胞学资料证明它们是一致的,据 Mckelvey 和 Sax 的观察,它们 X=30,由5个大染色体和25个小染色体组成(Dahlgren et al., 1985)
- (c) 将其中的旱生、木本类群,而又仅产于澳大利亚和 Tasmania 的3个族 Dasypogoneae, Lomandreae 和 Calectasieae 合并,组成 Xanthorrhoeaceae 科。它们具常簇生于茎

表2 Engler & Prantl 系统的百合目中的科、亚科、族、亚族 Table 2 An approximate concordance of taxa (families, subfamilies, tribes, subtribes) Ag. = Agavales; Als. = Alstroemeriales; Am. = Amaryllidales; As. = Asparagales; As. - Am. = Asparagales suborder L. = Liliaceae; Lil. = Liliales; Lil. - Irid. = Liliales suborder Iridineae; Lil. - Lil. = Liliales suborder Liliineae;

Engler & Prantl (1930)	Hutchinson (1934)	Dahlgren <i>et al.</i> (1985) G. Dahlgren (1989)
Reihe Liliiflorae		
Unterreihe 1. Juncineae		
Juncaceae (8 gen.)	Juncaceae (8 gen. Glumiflorae. Juncales)	Juncaceae (8 gen. Cyperales)
Unterreihe 2. Liliineae		
Stemonaceae (3 gen.)	Roxburghiaceae (Stemonaceae 3 gen. Corolliferae, Dios.)	Stemonaceae (4 gen. 包括 Pentastemona Dios.)
Liliaceae (12 subfam. 35 trib. 233 gen.)	Liliaceae (28 trib. 约180 gen, Lil.)	
subfam. I. Melanthioideae (9 trib. 42 gen.)		
tribe 1. Tofieldieae (4 gen. )	tribe 2. Narthecieae (9 gen. L. )	Melanthiaceae tribe Tofieldieae (2 gen. Mel. )
		Melanthiaceae tribe Narthecieae (Mel.)
tribe 2. Petrosavieae (2 gen.)	提升 Petrosaviaceae (1 gen. 包括 Protoliron, Miyoshia; Calyciferae, Alismatales)	Melanthiaceae tribe Petrosavieae (2 gen. Mel.)
tribe 3. Helonieae (7 gen.)	tribe 1. Heloniadeae p. p. (4 gen. L. 3 gen. 井入 tribe 2)	Melanthiaceae tribe Narthecieae (Mel.)
		Melanthiaceae tribe Xerophylleae (1 gen. Mel.)
		Melanthiaceae tribe Chionographideae(2 gen. Mel.)
tribe 4. Hewardiese (1 gen. )	Iridaceae tribe Isophysideae [1 gen. Isophysis (Hewarida); Ir.]	Iridaceae subfam. Isophysidoideae (1 gen. Lil.)
tribe 5. Veratreae (10 gen.)	tribe 19. Veratreae (8 gen. , L. )	Melanthiaceae tribe Melanthieae (Mel.)
tribe 6. Uvularieae (6 gen. )	tribe 17. Uvularieae (7—8 gen. , L. )	Uvulariaceae tribe Uvularieae (Lil.)
tribe 7. Tricyrteae (2 gen.)	tribe 18. Tricyrtideae(1—2 gen. ,南非 Sandersonia 可能并 入17族,L.)	Uvulariaceae tribe Tricyrtideae (1 gen. Lil.)
tribe 8. Anguillarieae (9 gen.)	tribe 21. Anguillarieae p. p. (5 gen. L. )	Colchicaceae tribe Anguillarieae (Lil.)
	tribe 27. Iphigenieae (5 gen. 加南非的 <i>Camptorrhiza</i> , L.)	Colchicaceae tribe Iphigenieae (Lil.)
tribe 9. Colchiceae (1 gen. ) ubfam. I . Herrerioideae (1 trib. 1 gen. )	tribe 26 Colchiceae (4 gen. L. )	Colchicaceae tribe Colchiceae (Lil.)
tribe 10. Herrerieae (1 gen.) ubfam. I . Asphodeloideae (8 tribe. 74 gen.)	tribe 6 Herrerieae (2 gen. L. )	Herreriaceae (2 gen. As.)

大致相当于其它四个系统中的各分类群的对照表

of order Liliflorae sensu Engler & Prantl with those recognizied in 4 other systems

Amaryllidineae; As. LilMel. = Liliales s	-As. = Asparagales suborder uborder Melanthiineae; Mel.	Asparagineae; Dios=Dioscoreales; Haem. = Haemodorales; = Melanthiales; Sm. = Smilacales; Vel. = Velloziales)
T-1	(1097)	Thorne (1992)

Takhtajan (1987)	Thorne (1992)
Juncaceae (8 gen. Juncales) Stemonaceae (4 gen. 包括 Pentastemona Dios.)	Juncaceae (8 gen. Juncales) Stemonaceae (4 gen. 包括 Pentastemona Dios.)
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Tofieldieae (6 gen. Lil. )	Melanthiaceae (23 gen. 包括 tribe Tofieldieae 等, LilMel. )
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Narthecieae (10 gen. Lil.)	Melanthiaceae (23 gen. 包括 tribe Narthecieae 等, LilMel.)
Melanthiaceae subfam, Melanthioideae tribe Petrosavieae (1 gen. Lil.)	Melanthiaceae (23 gen. 包括 tribe Petrosavieae 等, Lil-Mel.)
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Narthecieae (10 gen. Lil. )	Melanthiaceae (23 gen. 包括 tribe Narthecieae 等, Lil-Mel.)
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Xerophylleae (1 gen. Lil. )	Melanthiaceae (23 gen. 包括 tribe Xerophylleae 等, Lil-Mel.)
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Chionographideae(2 gen. Lil.)	Melanthiaceae (23 gen. 包括 tribe Chionographideae 等, Lil-Mel.)
Iridaceae subfam. Isophysidoideae (1 gen. Lil.)	Iridaceae subfam. Isophysidoideae (1 gen. LilIrid. )
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Melanthieae (6 gen. Lil. )	未提及, not mentioned
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Uvularieaee (4 gen. Lil. )	Liliaceae subfam. Tricyrtidoideae (8 gen. 包括 tribe Uvularieaee 等, LilLil. )
Melanthiaceae subfam. Colchicoideae tribe Glorioseae (3 gen. Lil. )	
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Tricyrtideae (1 gen. Lil.)	Liliaceae subfam. Tricyrtidoideae (8 gen. LilLil. )
Melanthiaceae subfam. Colchicoideae tribe Anguillarieae (4 gen. Lil. )	Colchicaceae (17 gen. 包括 tribe Anguillarieae 等,LilLil. )
Melanthiaceae subfam. Colchiciodeae tribe Iphigenieae (4 gen. Lil. )	
Melanthiaceae subfam. Colchicoideae tribe Colchiceae (4 gen. Lil. )	Colchicaceae (17 gen. LifLil. )
Herreriaceae (2 gen. As.)	Asparagaceae subfam. Herrerioideae (3 gen. AsAs. )

tribe 11. Asphodeleae (7 subtrib. 43 gen.)	tribe 3 Asphodeleae (除 subtribe d. e. g. 另作处理外,其它 不再分 subtribe, 39 gen. L.)	
subtribe a. Asphodelinae (5 gen. )		Asphodelaceae subfam. Asphodeloideae (As. )
		Simethidaceae (1989, 1 gen. As.)
subtribe b. Anthericinae (26 gen. )		Anthericaceae (33 gen. As.)
subtribe c. Chlorogalinae (3 gen. )		并入 Hyacinthaceae (40 gen. As. )
subtribe d. Odontostominae (1 gen.)	并入 Tecophilaeaceae (Lil.)	Tecophilaceae (5-7 gen. As. )
subtribe e. Eriosperminae (3 gen. )	tribe 25. Bowieae (3 gen. L.)	Eriospermaceae (1 gen. As.)
		并入 Hyacinthaceae (40 gen. As.)
subtribe f. Xeroneminae (2 gen.)		并入 Phormiaceae (7 gen. As.)
subtribe g. Dianellinae (3 gen. )	tribe 16. Dianelleae (4 gen. L. )	并入 Phormiaceae (7 gen. As.)
tribe 12. Hemerocallideae (6 gen.)	tribe 8. Hemerocallideae (4 gen. Phormium 并入 Agavaceae,	Hemerocallidaceae (1 gen. As. )
	Bland fordia 并入 tribe 7. Kinphofieae; L.)	Funkiaceae (3 gen. As. )
		Blandfordiaceae (1 gen. As.)
tribe 13. Aloineae (2 subtrib. 9 gen.)		
subtribe a. Kniphofinae (2 gen. )	tribe 7. Kniphofieae (3 gen. L. )	Asphodelaceae subfam. Asphodoloideae (As.)
subtribe b. Aloinae (7 gen.)	tribe 9. Aloineae (8 gen. L. )	Asphodelaceae subfam. Alooideae(6—7 gen. As. )
tribe 14. Aphyllantheae (1 gen.)	tribe 4. Aphyllanthideae (1 gen. L.)	Aphyllanthaceae (1 gen. As.)
tribe 15. Johnsonieae (8 gen. )	tribe 10. Johnsonieae (9 gen. L. )	并入 Anthericaceae (33 gen. As.) 提升 Johnsoniaceae (1989, As.)
tribe 16. Dasypogeoneae (1 gen. )	Xanthorrhoeaceae (8 gen. Ag. )	Dasypogonaceae (7 gen. As.)
tribe 17. Lomandreae (4 gen. )	Xanthorrhoeaceae (8 gen. Ag. )	Dasypogonaceae (7 gen. As.)
		Xanthorrhoeaceae (1 gen. As.)
tribe 18. Calectasieae (3 gen. )	Xanthorrhoeaceae (8 gen. Ag. )	Calectasiaceae (1 gen. As.)
		•
subfam. N . Allioideae(4 trib. 26 gen.)		
tribe 19. Agapantheae(2 gen. )	Amaryllidaceae tribe 1. Agapantheae(2 gen. Am. )	Alliaceae subfam. Agapanthoideae (2 gen. As.)

	Con
	Asphodelaceae (15 gen. AsAs. )
Asphodelaceae subfam. Asphodeloideae tribe Asphodeleae(7gen Am.)	
Asphodelaceae subfam. Anthericoideae (在此包括 trib. Alectorrideae, Thysanoteac, Hodgsonioleae, Simethideae, 22 gen. Am.)	Aphyllanthaceae (36 gen. 包括 Anthericaceae 等, As As. )
Hyacinthaceae tribe Chlorogaleae (2 gen. Am.)	
Tecophilaceae tribe Odontostomeae (1 gen. Lil. )	
Eriospermaceae (1 gen. Lil.)	Eriospermaceae (1 gen. AsAm. )
Hyacinthaceae tribe Bowieae (2 gen. Am.)	
Phormiaceae (7 gen. Am. )	Phormiaceae subfam. Phormioideae (7 gen. AsAs. )
Phormiaceae (7 gen. Am.)	Phormiaceae subfam. Phormioideae (7 gen. 包括 Dianelleae, As As. )
Hemerocallidaceae (2 gen. Am.)	Hemerocallidaceae (1 gen. AsAs. )
Funkaiceae (1 gen. Am. )	Hostaceae (1 gen. AsAs. )
Hesperocallidaceae (1 gen. Am. ) Blandfordiaceae (1 gen. Am. ) Phormiaceae (7 gen. Am. )	Blandfordiaceae (1 gen. AsAs. ) Phormiaceae subfam. Phormioideae (7 gen. AsAs. )
Asphodelaceae subfam. Asphodeloideae tribe Kniphofieae (1 gen. Am. )	未提及, not mentioned
Asphodelaceae subfam. Asphodeloideae tribe Aloeae (7 gen. Am. )	Asphodelaceae (15 gen. 包括 tribe Aloeae AsAs.)
Aphyllanthaceae (1 gen. Am.)	Aphyllanthaceae (36 gen. 包括 Anthericaceae 等, As As. )
Asphodelaceae subfam. Anthericoideae tribe Johnsonieae (8 gen. Am. )	Aphyllanthaceae (36 gen. 包括 Johnsonieae 等, AsAs. )
Dasypogonaceae tribe Dasypogoneae (1 gen. Am. )	Dasypogonaceae subfam. Dasypogonoídeae (1 gen. As As. )
Dasypogonaceae tribe Lomandreae (4 gen. Am. )	Dasypogonaceae subfam. Lomandroideae (5 gen. As As. )
Xanthorrhoeaceae (1 gen. Am. )	Xanthorrhoeaceae (1 gen. AsAs. )
Dasypogonaceae tribe Calectasieae (1 gen. Am. )	Dasypogonaceae subfam. Calectasioideae (1 gen. As As. )
Dasypogenaceae tribe Kingieae (2 gen. Am. )	Dasypogonaceae subfam. Kingioideae (2 gen. AsAm. )
Alliaceae subfam. Agapanthoideae (1 gen. Am. )	Alliaceae subfam. Allioideae(19 gen. 包括 Brodiaeeae, Milleae As As.)

tribe 20. Allieae(16 gen. )	Amaryllidaceae tribe 2. Allieae (14 gen. Gagea, Giraldiella 移出; As.)	Alliaceae subfam, Allioideae(包括 trib. Brodiaeeae, Allieae; As.)
tribe 21. Gilliesieae(8 gen. )	Amaryllidaceae tribe 3. Gilliesieae (8 gen. Am.)	Alliaceae subfam. Gilliesioideae (As.)
tribe 22. Miluleae(1 gen.)	tribe 24. Miluleae (1 gen. L. )	Alliaceae (但不明确隶何亚科, As.)
subfam. V . Lilioideae(1 trib. 7 gen.)		
tribe 23. Lilieae(7 gen.)	tribe 22. Tulipeae (10 gen. L. )	Liliaceae (13 gen. Lil.)
subfam. W. Scilloideae(1 trib. 28 gen.)		Calochortaceae (1 gen. Lil. )
tribe 24. Scilleae(28 gen. )	tribe 23. Scilleae (25 gen. L. ) tribe 28. Massonieae (2 gen. L. )	Hyacinthaceae(40 gen. As.)
subfam. VI. Dracaenoideae(3 trib. 14 gen.)		
tribe 25. Yucceae(5 gen.)	Agavaceae tribe 1. Yucceae (4 gen. Ag.)	Agavaceae subfam. Yuccoideae (2 gen. As.)
tribe 26. Nolineae(3 gen. )	Agavaceae tribe 4. Nolineae (3 gen. Ag. )	Nolinaceae (3—4 gen. As.)
tribe 27. Dracaeneae(6 gen. )	Agavaceae tribe 2. Dracaeneae (4 gen. Ag.) trib 13. Milliganieae (2 gen. L.)	Dracaenaceae (2 gen. As.) Asteliaceae (4 gen. As.)
subfam. W. Asparagoideae (4 trib. 26 gen.)		
tribe 28. Asparageae (4 gen. )	tribe 20. Asparageae (1 gen. L.) Ruscaceae (3 gen. Lil,)	Asparagceae (3 gen. As.) Ruscaceae (3 gen. As.)
tribe 29. Polygonatae(9 gen.)	tribe 15. Polygonatae (9 gen. L. )	Convallariaceae trib. Polygonatae (As.)
tribe 30. Convallarieae (2 subtrib. 9 gen.)		
subtribe a. Convallarinae (4 gen.)	tribe 11. Convallarieae (4 gen. L. )	Convallariaceae trib. Convallarieae (As. )
subtribe b. Aspidistrinae (5 gen.)	tribe 12. Aspidistreae (5 gen. L. )	Convallariaceae trib. Aspidistreae (As.)
tribe. 31. Parideae (4 gen.)	提升 Trilliaceae(4 gen. Lil.)	Trilliaceae (5 gen. Dios.)
subfam. K. Mondoideae (1 trib. 1 gen. )		
tribe 32. Mondoeae (4 gen. )	tribe 5 Ophiopogoneae (2 gen. L.) tribe 14 Peliosantheae (1 gen. L.)	Convallariaceae trib. Ophiopogoneae (As.)
subfam. X . Aletroideae (1 trib. 1 gen. )		
tribe 33. Aletreae (1 gen.)	并入 Tribe 2 Narthecieae (9 gen. L.)	Melanthiaceae trib. Narthecieae (Mel. )

Cont.

Alliaceae subam. Allioideae (包括 tribe Allieae, Brodiaeeae, Milleae. 23 gen. Am. )	
Alliaceae subfam. Gilliesioideae (7 gen. Am.)	Alliaceae subfam. Gilliesioideae (9 gen. As Am. )
并入 Alliaceae subfam. Allioideae tribe Allieae. (Am. )	未提及, not mentioned
Liliaceae (包括 trib. Lloydieae, Lilieae, Tulipeae, 10 gen. Lil.) Calochortaceae (1 gen. Lil.)	Liliaceae subfam. Lilioideae (14 gen. 包括 Calochortus, Gageae, Medeoleae, Tulipeae 等,LilLil. )
Hyacinthaceae tribe Hyacintheae (25 gen. Am.)	Hyacinthaceae (40 gen. 包括 Bonieae, Chlorogaleae, Hyacintheae, Massonieae, Scilleae 等,AsAm.)
Agacaveae subfam. Yuccoideae (3 gen. Am.)	Agavaceae subfam. Yuccoideae (2 gen. AsAs. )
Nolinaceae (3-4 gen. As. )	Dracaenaceae subfam. Nolinoideae (3 gen. AsAs. )
Dracaenaceae (2 gen. As.)	Dracaenaceae subfam. Dracaenoideae(2 gen. 包括 Sanseviereae, AsAs.)
Asteliaceae (4 gen. As.)	Dracaenaceae subfam. Astelioideae (4 gen. AsAs. )
Asparagaceae (2 gen. As.) Ruscaceae (3 gen. As.)	Asparagaceae subfam. Asparagoideae (1 gen. AsAs.) Asparagaceae subfam. Ruscoideae (3 gen. AsAs.)
Convallariaceae subfam. Convallarioideae tribe Polygonatae (10 gen. As. )	Asparagaceae subfam. Convallarioideae (19 gen. 包括 Polygonatae 等, As As. )
\$ **	Asparagaceae subfam. Convallarioideae (19 gen. 包括 Aspidistreae, Ohiopogoneae, Polygonateae AsAs. )
Convallariaceae subfam. Convallarioideae tribe Convallarieae (4 gen. As. )	
Convallariaceae subfam. Convallarioideae tribe Aspidistreae (6 gen. As.)	
Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Scoliopeae (1 gen. Lil. )	Liliaceae subfam. Tricyrtidoideae (8 gen. 包括 Scoliopeae 等, LilLil.)
Medeolaceae (1 gen. Lil.)	Liliaceae subfam. Liliodeae (14 gen. 包括 Medeoleae 等, LilLil.) Trilliaceae (2 gen. Trillium, Paris, LilLil.)
Trilliaceae (4 gen. Dios. )	Triniaceae (2 gen. Trinian, 1 ans, 2 m. 2 m.)
Convallariaceae subfam. Ophiopogonoideae (3 gen. As.)	Asparagaceae subfam. Convallarioideae(19 gen. 包括 Ophiopogoneae 等, As As.)
并入 Melanthiaceae subfam. Melanthioideae tribe Narthecieae (10 gen. Lil.)	Melanthiaceae (23 gen. 包括 Aletris 等, LilLil. )

	·•	•
subfam. XI. Luzuriagoideae		
(1 trib. 4. gen. ) tribe 34. Luzuriageae (4 gen. )	并入 Philesiaceae (7 gen. Als.)	Philesiaceae (2 gen. As. ) Luzuriagaceae (3—4 gen. As. ) Behniaceae (1989, 1 gen. As. )
subfam. M.I. Smilacoideae (1 trib. 4. gen.)		_
tribe 35. Smilaceae (4 gen.)	提升 Smilacaeae(4 gen. Lil.)	Smilacaceae subfam. Smilacoideae (3 gen. Dios.) Smilacaceae subfam. Ripogonoideae (1 gen. Dios. = Ripogonaceae (1989,1 gen. Dios.)
Haemodoraceae (9 gen.)	Haemodoraceae [2 trib.  1. Haemodoreae(10 gen.)  2. Conostyleae (6 gen. 由 Amaryllidaceae subfam.	Haemodoraceae subfam. Haemodoroideae (Haem. superorder Bromeliiflorae) Haemodoraceae subfam.
	Hypoxidoideae trib. 4移来) Haem. ]	Conostyloideae (Haem. superorder Bromeliiflorae)
Amaryllidaceae (4 subfam. 8 trib. 86 gen.)		
subfam. I Amaryllidoideae	Amaryllidaceae (由 Liliaceae subfam. N. Allioideae 移来3个 tribes,连同原亚科的 subtribes 均提升为 tribes,这样共 有13个 tribes 组成本科;Am.)	Amaryllidaceae (50 gen. As. )
tribe 1. Amaryllideae (6 subtrib.		
29 gen. ) subtribe a. Haemanthinae (7 gen. )	tribe 8 Haemantheae (8 gen. )	Amaryllidaceae tribe Haemantheae (6 gen. As)
subtribe b. Galanthinae (3 gen. )	tribe 4 Galantheae (3-5 gen.)	Amaryllidaceae tribe Galantheae (2-3 gen. As.)
subtribe c. Amaryllidinae (6 gen.)	tribe 5 Amaryllideae (4 gen.)	Amaryllidaceae tribe Amaryllideae (约10 gen. As. )
subtribe d. Zephyranthinae (7 gen.)	tribe 7 Zephyrantheae (8 gen.)	Amaryllidaceae tribe Hippeastreae (约10 gen. As.)
subtribe e. Crininae (5 gen. )	tribe 6 Crineae (7 gen.)	Amaryllidaceae tribe Amaryllideae (约10 gen. As. )
subtribe f. Ixioliriinae (1 gen. )	tribe 9 Ioxiolirieae (1 gen.)	Ixioliriaceae (1 gen. As. )
tribe 2 Narcisseae (5 subtrib. 25 gen.)		
subtribe a. Dentiferae (5 gen. )	tribe 11 Eustephieae p. p. (7 gen. )	Amaryllidaceae tribe Stenomesseae (约14 gen. As.)
subtribe b. Eucharidinae(8 gen. )	tribe 10 Eucharideae (13 gen.)	Amaryllidaceae Eucharideae (约5 gen. As. )
		Amaryllidaceae tribe Pancratieae (1 gen. As. )
subtribe c. Phaedranassinae (4 gen.)	tribe 11 Eustephieae p. p. (7 gen. )	Amaryllidaceae tribe Stenomesseae (约14 gen. As.)
subtribe d. Hippeastrinae (5 gen.)	tribe 12 Hippeastreae (5 gen.)	Amaryllidaceae tribe Hippeastreae (約10 gen. As. )

(3 gen. Am. )

Cont.

Philesiaceae (2 gen. Sm. ) Luzuriagaceae (4 gen. Sm. )	Luzuriagaceae (4 gen. 包括 Drymophila, AsAs.)
Smilacaceae (3 gen. Sm. )	Smilacaceae (3 gen. Dios. )
Ripogonaceae (1 gen. Sm. )	Ripogonaceae (1 gen. Dios. )
Haemodoraceae (9 gen. Haem. ) 提升 Constylidaceae (6 gen. Haem. )	Haemodoraceae (14 gen. superoder Commelinanae, Philydrales)
Amaryllidaceae (60—65 gen. As.)	Amaryllidaceae (50 gen. As Am. )
Amaryllidaceae tribe Haemantheae (5 gen. Am.)	,
Amaryllidaceae tribe Galantheae (3 gen. Am.)	
Amaryllidaceae tribe Amaryllideae (8 gen. Am. )	
Amaryllidaceae tribe Zaphyrantheae (8 gen. Am.) Amarylliaceae tribe Gethyllideae (2 gen. Am.)	
Amaryllidaceae tribe Amaryllideae (8 gen. Am. ) Amaryllidaceae tribe Cyrtantheae (1 gen. Am. )	
Ixioliriaceae (1 gen. Am. )	Ixiolirionaceae (1 gen. As Am. )
Amaryllidaceae tribe Eustephieae (5 gen.)	
Amaryllidaceae tribe Eucharideae (10 gen. Am. )	
Amaryllidaceae tribe Stenomesseae (2 gen. Am.)	
Amaryllidaceae tribe Pancratieae (5 gen. Am. )	
Amaryllidaceae tribe Eustephieae (5 gen. Am.)	
Amaryllidaceae tribe Hippeastreae	

tribe 3 Moraeeae (13 gen.)

Amaryllidaceae tribe Lycorideae subtribe e. Narcissinae (3 gen.) tribe 13 Narcisseae (3 gen.) Amaryllidaceae tribe Narcisseae (As.) subfam. I . Agavoideae (7 gen.) 提升 Agavaceae (包括由原 Lilia-Agavaceae subfam, Agavoideae caeae 移来的 tribe, 25,26, 27 p. (As.) p. 三个族和 tribe 8中的 Phormi-Doryanthaceae (1 gen. As.) um 建立 tribe Phormieae 外,原 有的7个属,分别建立 tribe Agaveae 和 tribe Polyantheae,这样共由6个族组成本 科;19 gen. Ag.) subfam. ■ . Hypoxidoideae (4 trib. 22 gen.) tribe 1. Alstroemerieae (4 gen.) 提升 Alstroemeriaceae (4 gen. Alstroemeriaceae (4 gen. Lil.) Als.) tribe 2. Hypoxideae (6 gen.) 提升 Hypoxidaceae (5 gen. Haem.) Hypoxidaceae (10 gen. As.) tribe 3. Conantherae (4 gen.) 组建 Tecophilaceae 「除原4属外,加 Tecophilaceae (5-7 gen. As.) 入 Liliaceae tribe 11 的 Odontostomum,及 Cyanastraceae. Engl. (1 gen. Cyanastrum)共6属; Lil. Cyanastraceae (1 gen. As.) tribe 4. Conostylideae (8 gen.) Haemodoraceae tribe Conostyleae Haemodoraceae subfam, Conosty-(6 gen. Haem.) loideae (Haem. Bromeliiflorae) Lanariaceae (1 gen. 1989, As.) subfam. N. Campynematoideae 并入 Hypoxidaceae (5 gen. Haem.) 提升 Campynemaceae (2 gen. (2 gen.) Mel.) Velloziaceae (2 gen.) Velloziaceae (2 gen. Haem.) Velloziaceae (2 subfam. 5—6 gen. Vel. superorder Bromeliiflorae) Taccaceae (2 gen.) Taccaceae (2 gen. Haem.) Taccaceae (1 gen. Dios.) Dioscoreaceae (2 trib. 10 gen.) Dioscoreaceae subfam. tribe 1. Dioscoreae (6 gen.) 提升 Dioscoreaceae (6 gen. Dios.) Dioscoreoideae (3 gen. Dios. ) Dioscoreaceae subfam. Stenomeritribe 2. Stemomerideae (4 gen.) 提升 Stenomeridaceae (1 gen. Stenomeris; Dios.) doideae (2 gen. Dios.) 创建 Trichopodaceae (2 gen. Trichopodaceae (1 gen. Dios.) Trichopus Avetra; Dios.) 创建 Petermanniaceae (1 gen. Petermanniaceae (1 gen. Dios.) Als.) 提升 Iridales,仅包含 Iridaceae -Unterreihe 3. Iridineae 科,Hutchinson 认为 Iridacece 从 整体来说是一个同质而自然的 Iridaceae (5 subfam. 70 gen. Lil.) Iridaceae (3 trib, 59 gen.) 科。Engler & Prantl (1930)接受 tribe 1 Sisyrinchieae (4 subtrib. Bentham & Hooker 的系统,将 25 gen.) 本科分为3个 tribes 及若干 subsubtribe a. Cipurinae (6 gen.) subfam. Iridoideae tribe Tigrideae stribes。Hutchinson 除 格 Liliaceae 的 tribe 4移入本科作 tribe subtribe b. Crocinae (4 gen.) subfam. Ixioideae Isophysideae 外,基本承袭以前 subfam. Sisyrinchioideae subtribe c. Sisyrinchiinae 的系统,仅将 subtribe 提升成 (7 gen.) tribe,将 Ixieae, Moraeeae 族再 subfam. Aristeoideae subtribe d. Aristeinae (8 gen.) 细分些,共包括11 tribes。本科因 与广义的 Liiliaceae 牽涉不大, 故在这里不作几个系统详细对 subfam. Ixioideae tribe 2 Ixieae (21 gen.) 出。

Isophysis (Hewardia)移入本科的

Tasmania,

原因,除子房上位不同外,其它

特征均符合 Iridaceae,该属产

subfam, Iridoideae tribe Irideae

subfam. Isophysoideae

Geosiridaceae (1 gen. Lil.)

subfam. Iridoideae tribe Mariceae

Cont.

Amaryllidaceae tribe Lycorideae (2 gen. Am.)	
Amaryllidaceae tribe Narcisseae (2 gen. Am.)	
Agavaceae subfam. Agavoideae	Agavaceae subfam. Agavoideae (6 gen. AsAs. )
(7 gen. Am.) Doryanthaceae (1 gen. Am.)	Phormiaceae subfam. Doryanthoideae (1 gen. AsAs. )
•	
Alstroemeriaceae (4 gen. Als. )	Alstroemeroaceae (4 gen. LilLil. )
Hypoxidaceae (9 gen. Haem. )	Hypoxidaceae (10 gen. AsAm. )
Tecophilaeaceae (Wallerieae: Walleria; Tecophilaeeae: Cyanella, Conantera,	
Tecophilaea, Zephyra; Odontostomeae; Odontostomum;? Lanarieae; Lanaria;	
Lil.) Cyanastraceae (1 gen. Lil.)	Cyanastraceae (1 gen. AsAm. )
l.'.	未提及,但 Lophiola 并入 Melanthiaceae
提升 Conostylidaceae(6 gen. Haem.)	A TEXT IS DOMINIA IT A TEXT IN THE SECOND IN
并入 Melanthiaceae subfam. Melanthioideae	Lanariaceae (1 gen. AsAs. )
tribe Narthecieae (10 gen. Lil.)	Campynemataceae (2 gen. LilMel.)
Velloziaceae (2 subfam. 5—6 gen. Vel. superorder Bormelianae)	Velloziaceae (2 subfam, 8 gen. LilMel. )
Taccaceae (2 gen. Taccales)	Taccaceae (1 gen. Dios. )
Dioscoreaceae (5 gen. Dios. )	Dioscoreaceae subfam. Dioscoreoideae (3 gen. Dios. )
Stenomeridaceae (2 gen. Dios. )	Dioscoreaceae subfam. Stenomeridoideae (2 gen. Dios. )
Trichopodaceae (1 gen. Dios. )	Trichopodaceae (1 gen. Dios. )
Petermanniaceae (1 gen. Sm. )	Petermannia,系统位置未确定的属。genus of uncertain position.
Iridaceae (3 subfam. 75—80 gen. Lil. )	Iridaceae (4 subfam. 77 gen. LilIrid. )
indicat (0 outside 10 ov gen am )	•
subfam. Iridoideae tribe Tigridieae	subfam. Iridoideae (42 gen. 包括 Sisyrinchieae, Tigrideae,Mariceae)
subfam, Ixioideae tribe Croceae subfam, Iridoideae tribe Sisyrinchieae	subfam. Ixioideae (28 gen. )
subfam. Iridoideae tribe Aristeae	
subfam. Ixioideae tribe Ixieae	
subfam. Iridoideae tribe Irideae subfam. Iridoideae tribe Mariceae	
subfam. Isophysidoideae (1 gen.)	subfam. Isophysidoideae (1 gen.)
Geosiridaceae (1 gen. Li. )	subfam, Nivenioideae (6 gen. 包括 Geosiris)

顶的、条状而质硬的叶,花小而多,由两性渐变为雌雄异株,花被片也由于膜质转变为肉质。因此,Hutchinson 认为它逐渐向棕榈目过渡,与 Agavaceae 共同组成 Agavales 目。

- (d) 将其中具有伞形花序和苞片状的佛焰苞的3个族 Allieae、Agapantheae、Gilliesieae 和石蒜科的 Amaryllidoideae 亚科合并,组成狭义的 Amaryllidaceae。Hutchinson 认为,不能简单地把子房上、下位作为区分百合科和石蒜科的特征。
- (e) 将其中花被片已分化的 Parideae 族提升为 Trilliaceae, 因它的外层花被片成为绿色的萼片状。Hutchinson 非常重视花被片的分化,他将单子叶植物分为3个类群,Corolliferae、Calyciferae 和 Glumiflorae。第一类群的2轮花被片均为花瓣状,第二类群的2轮花被片分化成萼片和花瓣状,第三类群的花被片退化或作颖片状。
- (f) 将其中腐生的 Petrosavieae 族提升为 Petrosaviaceae 科,并移入他的 Calyciferae,和 Alismataceae、Scheuchezeriaceae 共同组成 Alismatales。Hutchinson 认为不可能想象由合生心皮的 Narthecieae 族演化到离生心皮 (仅在基部合生)的 Petrosavia,因此推测它和招生的 Scheuchzeria 有着亲缘关系,由它向单性花、腐生的 Triuridaceae 过渡。其实在Hutchinson 的百合科 Narthecieae 族成员中,如 Tofieldia 的心皮也仅在基部合生,故Dahlgren et al.、Takhtajan 和 Thorne 都不同意 Hutchinson 的意见,仍然将 Petrosavieae 置回与原先相仿的位置。
- (g) 将其中 Hewardieae 族移入 Iridaceae 科,成为 Isophysideae。Hutchinson 认为 Isophysis (= Hewardia) 除子房上位这一特征外,其它均符合 Iridaceae 的特征。这一移动,后来均被 Dahlgren et al.、Takhtajan 和 Thorne 所接受,不过给予它"亚科"等级而已。
- (h) 将其中 Asphodeleae 族的 Odontostominae 亚族,并入以石蒜科 Hypoxidoideae 亚科的 Conantherae 族为主所建立的 Tecophilaeaceae 科中。

综合上述,Hutchinson 对 Engler & Prantl 系统中的 Liliaceae 作如此变革之后,百智科只包括约180个属。他将它们分成28个族,而不再将这些族合并成几个亚科。这样的百合科,极大部分为中生草本;根头(rootstock)以根状茎为主,虽然也有少量具球茎或鳞茎者;花以两性为主,但决不集成具有佛焰苞片的伞形花序(Thysanotus 和 Gagea 的花序可略成伞形状,但不为佛焰苞所包裹);二层花被片均作花瓣状;虽仍为世界性分布的科,但以温带和亚热带为主。显然,Hutchinson 所划定的百合科要比 Engler & Prantl 系统中的百合科在同质方面(homogeneity)前进了一大步,但他本人并不满意(1934:82),认为它仍然是一个大而多样性的科,尚有不少类群至今还未清理出它们的亲缘关系,因此它们多少是人为的分类。

在以上的变革中,我们不难看出 Hutchinson 很重视下列性状: (a) 根头,Hutchinson 本人也认为他可能过分重视这一性状,他认为根状茎较鳞茎为原始,后一性状是演化的 顶极习性,但很明显可由不同的演化路线所致,例如他把具根状茎的 Agapantheae 族(虽其花序为伞形花序) 归入均具球茎或鳞茎的石蒜科,若从根头这一性状来衡量是很不协调的,但 Hutchinson 认为正是由于 Agapantheae 族把石蒜科和百合科联系起来。(b) 习性和生境(草本或木本;旱生或中生)。(c) 花序类型(具佛焰苞的伞形花序或非伞形花序)。(d) 地理分布。

## 2.1.2 对石蒜科的变革

除上述对 subfam. Amaryllidoideae 和 subfam. Agavoideae 二亚科变动外, 现略述对其它二亚科的变革。

- (a) 将 subfam. Hypoxidoideae tribe Alstroemerieae 族提升为科 Alstroemeriaceae。已如 上述,后者和 Philesiaceae, Petermanniaceae 组建成 Alstroemeriales 目。
- (b) 以 subfam. Hypoxidoideae tribe Conantherae 为主,加入原隶属于百合科的 Odontostomum 和 Engler 的单属科 Cyanastraceae (原隶于 Reihe Farinosae Unterreihe Pontederiineae) 组成 Tecophilaeaceae。虽然 Dahlgren et al. (1985) Takhtajan (1987) 和 Thorne (1992) 都承认 Tecophilaeaceae,且不同意将 Cyanastraceae 并入该科。Dahlgren & Wyk (1988) 还从 Tecophilaeaceae 分出 Lanariaceae (转引 G. Dahlgren, 1989),得到 Thorne (1992)承认。他们有一个共识,Cyanastraceae 并非和 Pontederiaceae 近缘,而宜置于 Liliales 或 Asparagales。
  - (c) 将 subfam. Hypoxidoideae tribe Conostylideae 移入 Haemodoraceae.
- (d) 将 subfam. Hypoxidoideae tribe Hypoxideae 族和 subfam. Campynematoideae 亚科合并,提升为科 Hypoxidaceae。

经过如此变动之后, Hutchinson 所划定的狭义的 Amaryllidaceae 的主要特征为: 根头通常为鳞茎 (仅 Agapantheae 族除外), 花序为伞形花序 (有时可退化成1—2花或集合成头状), 其下必托以苞片状的佛焰苞, 生于花葶顶端。这样狭义的石蒜科和 Hutchinson 所划定的狭义的百合科主要是以花序性状来区分, 而否定了以子房上、下位来区分这二科的传统观点。

## 2. 1. 3 对 Stemonaceae、Haemodoraceae、Velloziaceae、Taccaceae 和 Dioscoreaceae 科的 变革

Hutchinson 对这些科的范围,除 Haemodoraceae 和 Dioscoreaceae 外,其它三科均无变动,现简述如下:

- (a) 已于上述,将 Amaryllidaceae 的 tribe Conostylideae 移入 Haemodoraceae 之后,扩大了 Haemodoraceae 的范围,将原隶于该科的各属组成一族 tribe Haemodoreae,这样 Haemodoraceae 由2个族组成。这个变动为 Dahlgren et al. (1985) 所接受,仅将2个族提升为2个亚科。Takhtajan 的 Haemodoraceae 仍限于原来的范围,但将 Amaryllidaceae tribe Conostylideae 族提升为一新科,Conostylidaceae Takhtajan。不过他们和 Hutchinson 有一共识,主张以 Haemodoraceae 为主,建立 Haemodorales 目。Thorne (1992) 将 Haemodoraceae 置于 Cammelinanae 超目的 Philydrales 中,显然和上述两个系统有别。
- (b) 对 Dioscoreaceae 的变革仅限于 tribe Stenomerideae 族。除恢复单属科的 Stenomeridaceae 外,并以 Trichopus 和 Avetra 属建立新科 Trochopodaceae, 和以 Petermannia 属建立另一单属新科 Petermanniaceae。如此,Hutchinson 的 Dioscoreaceae 的范围即是 Engler & Prantl 系统中的 Dioscoreae 族的范围。这些变动也大都为 Dahlgren et al. (1985)、 Takhtajan (1987) 和 Thorne (1992) 所接受,仅 Dahlgren et al. 和 Thorne 认为 Stenomeridaceae 宜作为 Dioscoreaceae 的一个亚科而已。

至此,我们从"科"和"目"2个等级的水平来总结一下 Hutchinsou 对 Engler & Prantl 的 Liliineae 亚目的变革。原来百合亚目只包括7个科,经过 Hutchinson 整理后,增加到20 科,分别隶于7个目,即 Liliales (Liliaceae、Tecophilaeaceae、Trilliaceae、Smilacaceae、Ruscaceae), Alstroemeriales (Alstroemeriaceae、Petermanniaceae、Philesiaceae), Amaryllidales (Amaryllidaceae), Dioscoreales (Stenomeridaceae、Trichopodaceae、Stemonaceae、Dioscoreaceae), Agavales (Xanthorrhoeaceae、Agavaceae), Haemodorales (Haemodoraceae、Hypoxidaceae、Velloziaceae、Taccaceae) 和 Alismatales (Petrosaviaceae)。而原来的 Liliaceae 被 Hutchinson 分散于6个目,11个科中。

#### 2.2 Dahlgren et al. (1985) 对百合亚目的变革

关于 R. Dahlgren 被子植物分类系统及其原理和方法,路安民(1984; Lu, 1989)已有全面介绍,这里着重叙述 Dahlgren et al. (1985)对 Liliineae 亚目的一些变革。

Dahlgren et al. (1985) 单子叶植物的一个全面系统,是在 Dahlgren & Clifford (1982) 研究单子叶植物的106个性状及其分布规律和 Dahlgren & Rasmussen (1983) 利用这些性状对 Ariflorae-Triuridiflorae-Alismatiflorae complex, Liliales-Orchidales complex, Bromeliiflorae-Zingiberiflorae complex 及 Commeliniflorae complex 这4个复合群作了分支分析后提出的。R. Dahlgren 不幸于1987年在一次车祸事件中身亡,其夫人 G. Dahlgren (1989) 在整理他生前研究思想后,作了一些修改。在表2中,仍以 Dahlgren et al. (1985) 系统为主,但也增加了1989年的修改。

在这里,不再如叙述 Hutchinson 那样详细地叙述 Dahlgren et al. 对 Liliineae 亚目的 变革,读者完全可以从表2中看出,Dahlgren *et al*. 除大部分接受 Hutchinson 分出的一些 科外,还把许多族和亚科提升为科,因此科的数目由原先 Engler & Prantl 系统的7个一跃 而为49个,比 Hutchinson 系统的20科增加一倍多,但"目"的数目比 Hutchinson 系统减 少了一个。这49科分别隶于6个目: Dioscoreales (Trichopodaceae, Dioscoreaceae, Stemonaceae, Taccaceae, Trilliaceae, Rhipogonaceae, Petermanniaceae, Smilacaceae); Asparagales (Philesiaceae, Luzuriagaceae, Behniaceae (fam. nov.), Convallariaceae, Dracaenaceae, Asparagaceae, Ruscaceae, Herreriaceae, Nolinaceae, Asteliaceae, Dasypogonaceae, Calectasiaceae, Blandfordiaceae (fam. nov.), Xanthorrhoeaceae, Agavaceae, Hypoxidaceae, Tecophilaeaceae, Lanariaceae (fam. nov.), Ixioliriaceae, Johnsoniaceae, Phormiaceae, Doryanthaceae (fam. nov.), Eriospermaceae, Asphodelaceae, Simethidaceae (fam. nov.), Antheriaceae, Aphyllanthaceae, Hemerocallidaceae, Funkiaceae, Hyacinthaceae, Alliaceae, Amaryllidaceae); Liliales (Colchicaceae, Uvulariaceae, Alstroemeriaceae, Calochortaceae, Liliaceae); Melanthiales (Melanthiaceae, Campynemaceae); Velloziales (Velloziaceae); Haemodorales (Haemodoraceae)。另外1985年系统将 Hanguanaceae 从 Flagellariaceae 分出,并入 Asparagales,而1989年,将它移入天南星超目,独立成目 Hanguanales。

若再仔细分析一下,这49科除由原先的 Stemonaceae、Haemodoraceae、Velloziaceae 和 Taccaceae 的范围略有变动外,只有从 Dioscoreaceae 中分出 Trichopodaceae 和 Petermaniaceae,增加了2科,其它的40科均由原先的 Liliaceae 和 Amaryllidaceae 分出。众所周知,类目"category"的升降,所谓垂直变动,其变动原因是作者对类目价值的不同观点或者要与其它类目保持平衡而已,这种变动对系统学家来说,似较次要。更为重要的是一些类群的系统位置的变动,所谓水平变动。就本文所涉及的问题而言,Dahlgren et al. 非但将百

合科的范围大大地缩小,而将百合科分出的诸小科大都移至包含石蒜科在内的 Asparagales 中,该目包括竟达32科之多(原不属于 Engler & Prantl 系统的 Liliineae 的 Cyanastraceae 尚不计算在内),而 Liliales 只包括5科。如此,不免使人提出下列疑问: (a) Asparagales 是单系吗? (b) 它包括如此众多的科,这些科有何共同衍征使之集合在一起? (c) Asparagales 和 Liliales 如何区分?实质上这三个问题均互为联系的。

Dahlgren et al. 不否认他们的思想受到 Huber (1969) 工作的影响, Huber 的 "die asparagoide Liliifloren" 和 "die colchicoid Liliifloren" 大致分别相当于 Dahlgren et al. 的 Asparagales 和 Liliales (Dahlgren, Rasmussen, 1983)。Dahlgren et al. (1985) 在参考 Huber 对这二类群的区分特征基础上,列出了16个性状来区分 Asparagales 和 Liliales,但也承认不可能用其中1个性状把二者区分开来,认为从整体上来讲,这些性状的重要性是在于通过它们以示 Asparagales 和其它目的联系。例如 Philesiaceae 的花被片具蜜腺和斑块,是介于 Asparagales 和 Liliales 之间,Huber 将它置于 Asparagales,而 Dahlgren & Rasmussen (1983) 将它置于 Liliales,而于1985年 Dahlgren et al. 又将它转移于 Asparagales 中。又例如,Smilacaceae 和 Petermanniacene 的某些性状与 Asparagales 相同,若置于 Asparagales 中也不无理由,而 Dahlgren et al. 把它们置于 Discoreales 中。Dahlgren et al. (1985) 认为,从演化观点看,Asparagales 是相当同质的,是一个很多科的复合体,它似乎和 Liliales 和 Dioscoreales 有着平行演化,因此它们具有以平行演化而得到的相同性状。

Asparagales 和 Liliales 的主要区别在于: Asparagales 的果实为浆果或蒴果,在极大多数的蒴果种类中和极少数浆果种类中(如 Dianella, Asparagus, Geitonpolesium 属)的外种皮含有黑色化学物质(plytomelan),内种皮通常消失;花通常具隔膜蜜腺,花被片无斑点,花柱通常单一而不分裂。Liliales 的果实为蒴果,外种皮决不含黑色化学物质,内种皮常存在;花被片常有斑点或斑纹,基部有蜜腺,花柱通常3分裂。在这些区别点中,以蒴果类的外种皮是否含有黑色化学物质最为重要,因为整个单子叶植物中只有 Asparagales 才有这一特征。问题仍然如旧,如何来区分广义的百合科和广义的石蒜科?若 Engler & Prantl系统中采用子房上、下位这一特征来区分 Liliaceae 和 Amaryllidaceae; Hutchinson则应用花序的特征来区别它们;而 Dahlgren et al. 把区分重点放在种子的外种皮是否含有黑色化学物质,但也并非没有例外。例如在 Asparagales 中有4个科 Doryanthaceae、Dasypogonaceae、Calectasiaceae、Cyanastraceae 的全部种类以及 Amaryllidaceae 和 Hyacinathaceae 的个别种类,不含有黑色化学物质。当然,这些例外在整个 Asparagales 中占极小的比例,前4个科中有三个科是单属寡种的科,Dasypogonaceae 也只有7属约50种。

最后,我们也不能不涉及到 Dahlgren 研究单子叶植物系统的方法论。Dahlgren & Rasmussen (1983)对他们的方法作了详细叙述,总体上和分支学派的工作方法基本相同,首先选择性状,并确定其极化,以共同衍证作为归类的依据,因此有些学者认为 Dahlgren et al. (1985)的单子叶植物系统是应用分支分析得出结果 (Stuessy, 1990)。但若我们稍加研究, Dahlgren & Rasmussen (1983)作了5个分支图解,即 Zingiberales, Ariflorae-Triuridiflorae-Alismatiflorae complex, Liliales-Orchidales complex, Bromeliiflorae-Zingiberiiflorae complex, Commeliniflorae complex,几乎包括大部分的单子叶植物的科,但在每一个分支图解之后紧随着一段讨论,虽名曰对分支图解的结论,但实质上是对他们的折衷

分类系统的一些建议或解说。他们认为分支分析方法在揭示单子叶植物系统发育中可能 并不是一个神奇而决定性的工具,但毕竟它可作为一个试金石,以暴露那些过于肤浅的 所谓"系统发育"论述的弱点(Dahlgren, Rasmussen, 1983)。Dahlgren的合作者Yeo (1989) 也是如此对他评价的,认为在每一个分支图解之后,紧随着有一些对折衷分类处 理的建议,这些考虑往往超越分支分析的规则,但很明显对他的分类起着一定的作用。因 此,Yeo 猜测分支分析方法对他分类起的作用,远不如他应用了大量性状的分布规律。确 实, Dahlgren et al. 的单子叶植物系统并不是一个严格的分支分析的结果, 正如他们自己 承认,对上述5个分支图解中的4个(Zingiberales 除外)图解,并不按照1983年文中介绍 那样严格的方法来进行系统发育的判断 (Dahlgren, Rasmussen, 1983)。就以 Dahlgren et al. 1985年的 Melanthiales-Burmanniales-Liliales 的分支图解而论, Uvulariaceae, Apostasiaceae, Burmanniaceae 均无明显的近裔自征 (autapomorphy), 严格地说不应独立成科 (Dahlgren et al, 1985)。又从上述图解中,Orchidaceae, Cyperipediaceae, Apostasiaceae 应 并入 Liliales, 但 G. Dahlgren (1989) 还是遵从大多数折衷分类的系统, 独立成目 Orchidales。因此, Cronquist (1985) 在评论 Dahlgren et al. (1985) 一书时说: "本书的一个有 趣的特征,是和分支学派在调情,但并不和它正式结婚,"当然这些评论未免有些尖刻。 还是 Yeo 评论得较为公正, 虽然他也说 Dahlgren 有一些考虑是超越分支分析的规则, 并 在他的系统中起到作用,但从整体上来讲,他还可能从分支分析中获得益处(Yeo, 1989).

#### 2.3 Takhtajan (1987) 对百合亚目的变革

Takhtajan 系统从1966年以后,有几次(1969、1970、1973、1980、1986、1987)的修改,其中以"Outline of the classification of flowering plants"为名发表于Botanical Review (1980)者,比以往各次变动得更多,尤以单子叶植物的Lilianae超目为更甚。这里所说的Lilianae,大致相当于Engler & Prantl 的Lilianae百合亚目。从表2,完全可以看出变更的情况,因为这些变更和Dalhgren et al. (1985)有着许多共同之点,故无需重述。但将Takhtajan (1987)和Dahlgren et al. (1985)二者作一简略比较,不无意义。

- (a) 在"科"的划分上: 扩大了3个科的范围,如 Melanthiaceae (包括 Uvulariaceae, Colchicaceae, Campynemaceae), Asphodelaceae (包括 Anthericaceae)和 Dasypogonaceae (包括 Calectasiaceae)。提升了3个科,如 Ripogonaceae (G. Dahlgren (1989)承认),Conostylidaceae 和 Stenomeridaceae。建立一个新科 Medeolaceae。
- (b) 在"目"的划分上 (Burmanniales 和 Orchidales 不计在内, 因它们原不隶于 Engler & Prantl 系统的 Liliineae): Dahlgren et al. (1985) 有6目,即 Dioscoreales、Asparagales、Liliales、Melanthiales、Velloziales、Haemodorales,前4目隶于 Lilianae 超目,后2目隶于 Bromelianae 超目,超目的词尾由 G. Dahlgren (1989)统一,由-iflorae 改为-anae。Takhtajan (1987)有7目,即 Liliales (包括 Melanthiales)、Amaryllidales (由 Asparagales 分出)、Asparagales、Smilacales (由 Dioscoreales 分出)、Alstroemeriales (单科目,由 Liliales 分出)、Haemodorales、Velloziales。Takhtajan (1987)把 Dahlgren et al. 的 Liliales 略有扩大外,将 Asparagales 和 Dioscoreales 均有所分割。他们有一个共识,都把 Velloziales 置于 Bromelianae 超目中,但也都认为这不是一个定论,需要进一步研究。他们对 Haemodorales

的系统位置有不同认识,Takhtajan 认为 Haemodoraceae 与 Hypoxidaceae 近缘,故 Haemodorales 仍置于 Liliianae 超目中,而 Dahlgren et al. 认为 Haemodoraceae 与 Hypoxidaceae 虽有共同特征,系趋同演化的结果,故把 Hypoxidaceae 仍留于 Asparagales,而将 Haemodorales (只包括 Haemodoraceae 一科) 移至 Bromelianae 超目,认为它可能与 Philydrales, Pontederiales, Velloziales 和 Bromeliales 有亲缘。把 Taccales 和 Smilacales 由 Dioscoreales 分出,这一点容易掌握,无需赘述。他们的 Liliales 的范围也大体相同,所不 同的是 Takhtajan 把 Dahlgren et al. 的 Melanthiales (仅包括 Melanthiaceae 和 Campynemaceae)并入 Liliales 等。唯有 Dahlgren et al. 的 Asparagales 是广义的(1985年 含31科, 1989年含33科), 而 Takhtajan 又如何将它分割成二目 (Asparagales 和 Amaryllidales)呢?需略加解说。虽由于资料不足,Dahlgren & Rasmussen (1983)未能对 Asparagales 进行分支分析,以揭示各科之间的关系,但大致可把它分为三支(Dahlgren et al., 1985)。其一,包括 Philesiaceae (?)、Luzuriagaceae、Convallariaceae、Asparagaceae、Ruscaceae、Herreriaceae、Dracaenaceae 和 Nolinaceae 等,以具有核形胚乳和浆果两个共有衍 征把它们联系在一起。其二,包括 Asphodelaeaceae、Hemerocallidaceae、Doryanthaceae、 Phormiaceae、Ixioliriaceae、Tecophilaeaceae 和 Cyanastraceae 等,它们的共有衍征是小孢子 发育为同时型。其三,包括 Hyacinthaceae、Alliaceae 和 Amaryllidaceae,它们大多数种类具 鳞茎,叶基生呈莲座状和具无叶的花葶。这三个分支若和 Takhtajan 的 Asparagaies 和 Amaryllidales 相比,第一分支大致相当于 Asparagales,而第二和第三分支大致相当于 Amaryllidales.

## 2.4 Thorne (1992) 对百合亚目的变革

Thorne 系统 (1968, 1976, 1977, 1983) 原以"保守"者称著,最近 (Thorne, 1992) 又发表了一个新的修订系统。所谓"保守", 意味着对"科"、"目"等级范围比其 同时期的系统要大,和以往传统概念相似,决无贬意。他对划分等级范围的主要原则,基 本上有两条。其一,近缘类群的区分,凡同等级者宜具相等的系统间隙(phylogenetic gap),例如,五加科与伞形科之间的系统间隙应和萝摩科与夹竹桃科之间的系统间隙相 等。其二,一个分类群应是一个单系类群(Thorne, 1973)。1992年在发表他的最新修订系 统时,仍坚持这两条原则,并且认为即使一些科的范围很大,例如 Papaveraceae、Fabaceae、 Apocynaceae,只要它们所包含的亚科之间具有中间类型和明显特征相互联系,仍宜保留 它们,不宜细分成小科。在1983年的系统中,他对百合科的概念比 Engler & Prantl 系统 (1930)还大些,除分出一些小科(Philesiaceae、Smilaceae、Trichopodiaceae)外,竟将 Amaryllidaceae 也并入 Liliaceae,其下分18个亚科,共304属。但在1992年,他承认(Thorne, 1992) 从前他的百合科是一个极为庞杂和多系类群,因此在其最新的修订系统中的处理, 基本上和 Dahlgren et al. (1985) 相似,将百合超目分为5个目 Liliales、Burmanniales、Asparagales、Dioscoreales 和 Orchidales。将 Liliales 分为3个亚目 Melanthiineae (包括 Melanthiaceae、Campynemataceae), Liliineae (包括 Alstroemeriaceae、Colchicaceae、Liliaceae、Trilliaceae)和 Iridineae(仅含 Iridaceae)。将 Asparagales 分为2个亚目 Asparagineae(包括 Asparagaceae, Luzuriagaceae, Asphodelaceae, Aphyllanthaceae, Phormiaceae, Tecophilaeaceae, Lanariaceae, Hemerocallidaceae, Dracaenaceae, Hanguanaceae, Agavaceae, Hostaceae, Blandfordiaceae、Dasypogonaceae、Xanthorrhoeaceae)和 Amaryllidineae(包括 Ixiolirionaceae、Hyacinthaceae、Alliaceae、Amaryllidaceae、Hypoxidaceae、Velloziaceae、Cyanastraceae、Eriospermaceae)。Dioscoreales 不再分亚目,仅包含7个科(Philesiaceae、Ripogonaceae、Smilacaceae、Dioscoreaceae、Trichopodaceae、Stemonaceae、Taccaceae)。但他和 Dahlgren et al. (1985)在系统观点上是不同的,他认为 Melanthiaceae 是单子叶植物中最为原始和最少特化的类群,而 Dioscoreales 在百合超目中处于较特化的类群(Thorne,1992)。

另外,对他的系统还需作一点说明,在一般情况下,在科以下只列出亚科一级,他认为亚科在两方面较为重要,一方面可表示出科内的分化,另一方面可与科内的其它亚科显示出它们有一共同的最近祖先(Thorne,1992)。

最后总结一下:无论是 Takhtajan (1987) 系统还是 Dahlgren et al. (1985) 的系统,对百合科的范围都是极为狭义的。前者包括10个属(Gagea、Lloydia、Cardiocrinum、Lilium、Notholirion、Nomocharis、Fritillaria、Rhinopetalum、Tulipa 和 Erythronium)。后者包括13个属,除上述10个属外,可能还承认 Eduardoregelia,Korolkowia 和 Medeola。这样狭义的百合科只分布于北半球的温带和亚热带,而集中产于西南亚洲经喜马拉雅至中国。Thorne (1992) 系统较前二者稍大一些,包含2个亚科,Lilioideae 大致相当于 Takhtajan (1978) 系统中的百合科加上 Calochortaceae,共14个属;Tricyrtidoideae 大致包括 Takhtajan (1978) 系统中 Melanthiaceae subfam. Melanthioideae 中的3个族 Tricyrtideae、Scoliopeae、Uvularieae,共8个属。Engler & Prantl 的百合科则分散于:Takhtajan (1987) 系统中的5个目31科;Dahlgren et al. (1985) 系统的4个目32科(G. Dahlgren,1989,为36科);Thorne (1992) 系统的3个目22科。

## 3"科"的划分 (delimilation of families)

比较了以上5个系统,人们自然会得出一个结论,"科"范围是否愈来愈狭?的确,在现行单子叶植物系统中,Dahlgren et al. (1985)和 Takhtajan (1987)系统对"科"的概念是最狭的。那么如何来确定科的范围呢?其范围是以"大"为好,抑或以"小"为好?这些问题虽和"种"、"属"的划分不尽相同,但也有类似之处。如30年代,人们认为"科"、"属"、"种"的划分,几乎还是个人的偏爱、癖好、判断与经验(Hutchinson,1925)。分类学发展至今日,无不认为"科"的划分应强调其"单系"(monophyletic)、"同质"(homogeneity)以及与邻近的科有明显的间断。Davis & Heywood (1963)曾引用 Walters (1961)的意见,认为目前二种类型的科:一种是其界限明确的科,例如十字花科、伞形科、菊科、禾本科等,它们大多数在进化过程中已达到适应的顶峰;另一类是界限不明确的科,例如毛茛科、小蘗科、蔷薇科等,它们无论在营养器官或花部结构上都显出很大的多样性,但它们所包含的"属",其界限通常较为明显,故猜测这些属比第一类科中的"属"较为古老。Rydberg (1922)曾将菊科分为几个科,至今得不到大多数分类学家的支持(转引自 Stuessy,1990);Hutchinson (1925)认为若一旦从 Rosaceae 分出一个科,那么至少有10个科将从它那里分出。看来,保持"科"的范围的稳定性,以利日常应用,也是确定科的范围的一个理由。

若把问题回到百合科上来,也并非所有现行的系统都支持 Dahlgren et al. (1985)、

Takhtajan(1987)和 Thorne(1992)的细分观点。如 Melchior(1964)、Cronquist(1981) 等,他们之中,除有些赞成像 Smilacaceae、Xanthorrhoeaceae、Agavaceae 等科应从 Liliaceae 分出外,像 Cronquist 甚至还把 Amaryllidaceae 都并入 Liliaceae。但他们也并不把广义的 Liliaceae 视作铁板一块而不进行内部分类,Melchior 将百合科分为13个亚科。Cronquist (1981) 在讨论百合科分类时,认为 Dahlgren & Clifford 和 Takhtajan 现正在进行工作,可 能会导致对它进行重组,分裂成一系列较小而"同质"的科,但目前他不同意他们作如 此的细分。在1985年,他在评论 Dahlgren et al. "The families of the monocotyledons" 一书 时更明确认为,"看来承认更多和更狭的科,对问题并没有很好的解决","应用一些细微 的性状,如细胞型、护卫细胞油质的积累、花粉外壁具刺与否、种皮是否含有黑色化学 物质等性状作为分科的基础,而不是把它们当作一些辅助特征,即使如此,有些科仍然 是异质的" (Cronquist,1985)。他对科的范围的观点,似乎可在讨论 Cornaceae 时见其一 斑。他认为:"除 Kaliphora 和 Corokia 属以外,Cornaceae 的11个属有时被认为单属的科, ······。的确,从 Cornaceae 中分出这些科都是有一定理由的,但将这些单属科分出后,仍 隶于同一'目'中,似乎是无意义的。"(Cronquist, 1981)。笔者认为 Cronquist 的意见,不 无理由,因为系统学家的主要任务,是去发现更多的性状,研究性状的演化趋势,以寻 求各分类群的关系,而不是追求分类群的合并与分割,更不是以建立新分类群为荣。这种 "小科"的兴起,除上述严格追求分类群的"单系"和"同质"有联系外,和目前研究方 式也有一定关系。因为现代的学科分工较细,一个研究工作者大都只能从事某一方面的研 究(如孢粉学、胚胎学、解剖学、植物化学等),一旦发现一个大类群中的某个边缘类群, 在某一性状与其核心类群有所不同,便将它分出而给予升级。若其它研究工作者又发现另 一个边缘类群在另一个性状又和核心类群有所不同,则也就照此办理,而边缘类群又是 相对的, 当最外围分类群截去后, 原为其次者则就又成为最外围了。如此, 必然会导致不 断分裂,这种方法也可称为截边分类法。虽然现在人们无不强调利用多学科的研究成果, 进行综合分类,但总不免重视自己的领域和自己的发现。当然我们也不能把细分"小科" 看成一无是处,在"小科"范围中确容易发现其某些成员的"异质"性可促使研究者注 意而进行研究。百合超目可能也是被子植物系统学中的一个特例,因此使 Cronquist 不无 感叹地说:"百合超目从来都是对分类学中的一般通用系统(general system)的一个考验, 我既不满意自己的系统,也不赞同其它人的处理。"(Cronquist, 1985)。这无疑是一个有经 验的系统学家的总结,正谆谆告诫有志于研究这一类群的青年系统学家,"路曼曼其修远 兮,吾将上下而求索"。笔者认为在被子植物系统中,各类群有各自的问题,宜采取不同 的研究方法和重点。例如金缕梅亚纲 Hamamelidae,即使根据具广义观点的 Cronquist 系 统,也包括11个目、26个科,其中单科的"目"就有6个,含2个科的"目"有2个,最多 的一个目也只包括7个科,这些小科往往在分类地位上是孤立的,通常被认为是孑遗的科 (Cronquist, 1988),研究这一类群,其重点无疑要在它们的间断之中寻找连续。但在百合 超目,尤其研究 Dahlgren et al. 的 Asparagales 类群,这个目包含33个科(G. Dahlgren, 1989), 当然要在它们的连续之中寻找间断。

## 4 略述单子叶植物起源的几种学说

论述单子叶植物起源不是本文的主要内容,但也不可回避,因为它涉及确定单子叶 植物的各种性状的极性以及百合超目在单子叶植物系统中的位置,在这里只论及 Hutchinson、Takhtajan 和 Dahlgren et al. 3个系统对此问题的观点和方法。Hutchinson 和 Takhtajan 都采取以比较现存较原始的双子叶和单子叶植物各类群之间的相似性,以推断 单子叶植物的起源。Hutchinson 在全面研究单子叶植物之后,认为它只能是单元起源的, 并认为原始的单子叶植物 Butomales 和 Alismatales 和双子叶植物 Ranales 都具有离生心 皮和雄蕊常为多数等相同性状,更具体说,Butomaceae 和具蓇葖果的毛茛科 Helleboroideae 十分近缘, 而 Alismataceae 和具瘦果的毛茛科 Ranunculoideae 近缘, 因此猜测单 子叶植物起源于毛茛目(Hutchinson, 1934),虽他也注意到毛茛科的种子的胚很小而具 有大量胚乳,而 Alismatales 和 Butomales 不具胚乳的事实。一般认为胚乳在种子发芽和幼 苗生长时提供养分,和低等植物的原叶体(prothallus)有着平行演化的重要性,不具胚 乳的种子较具胚乳者为进化,从这一点看,Hutchinson 认为的原始的单子叶植物 Butomales 和 Alismatales,与原始的双子叶植物有很大的间距(gap),但他又认为 Butomales 和 Alismatales 可能由于它们适应水生习性而导致胚乳消失的结果。Takhtajan 以分析现存单子 叶植物的性状开始,推断单子叶植物的祖先是极为原始的双子叶植物,因此它的起源可 以从后者那里去寻找。Takhtajan 也认为原始单子叶植物的心皮是分离的,如 Butomaceae, Limnocharitaceae, Alismataceae, Scheuchzeriaceae, Potamogetonaceae, Triuridaceae 等, 所 以像 Hutchinson 那样, 直觉地认为毛茛目(甚至包括 Lardizabalaceae, Menispermaceae, Berberidaceae 等) 是单子叶植物的祖先,但原始单子叶植物的花粉粒是单槽的,而毛茛目 的花粉粒是三沟的或由三沟演化而来的其它类型。又从比较解剖研究提供的资料看,单子 叶植物和双子叶植物的导管是分别起源的;现存的原始单子叶植物如 Hydrocharitaceae 是完全无导管, Butomaceae、Limnocharitaceae 和 Alismataceae 等只有在根部发现有导管, 因此推断单子叶植物的导管先起源于根部,然后才在茎部和叶部发生。因此,单子叶植物 的祖先必须要到无导管的双子叶植物中去寻找,而毛茛目均具有导管。由于上述两个事 实,导致 Takhtajan 否定毛茛目可能是单子叶植物的祖先的观点。同时他认为单子叶植物 只能起源于一个离生心皮的、草本的双子叶植物,而这个祖先还需无导管,并具单槽花 粉粒 (Takhtajan, 1969; 1980; 1987)。在现存的双子叶植物中, 具单槽花粉粒和离生心 皮而又无导管的草本植物,唯一的是狭义的 Nymphaeales (不包括 Nelumbonaceae), 但 Nymphaeales 作为单子叶植物祖先似又太特化,因此 Takhtajan 在其1987年的被子植物系 统图中,由最基部的木兰亚纲 Magnoliidae 分出许多分支,其中有一分支又一分为二,其 一为睡莲超目 superorder Nymphaeanae,另一为百合植物纲 class Liliopsida,表示单子叶 植物和睡莲超目有一共同祖先。

Dahlgren 系统对单子叶植物起源的观点,和上述两个系统均为不同,尤其值得注意的是他的方法论。他们利用泡状图形来分析性状状态的分布情况,注意哪些性状为单子叶植物和双子叶植物所共有,然后假设一个臆想的分类群,从这个臆想的分类群,只用最少变化的步段进化到单子叶植物祖先。这样的一个单子叶植物的祖先现在是不存在的,但最接近它的是现存于热带森林中的草本植物 Trichopus 属 (隶 Trichopodaceae, Dioscoreales, superorder Lilianae), Trichopus 肯定不是单子叶植物和双子叶植物之间的一个直接联系

的纽带,但它有许多特征可以在双子叶植物的 Annonales (隶 superorder Magnolianae) 中找到 (Dahlgren et al., 1985; Yeo, 1989)。因此,Dahlgren et al. (1985) 的系统,把百合超目置于单子叶植物的开始,Dioscoreales 又占百合超目的最前位,Asparagales 紧接其后,这和他本人1982年的系统(Dahlgren,Clifford,1982)将 Alismatiflorae 置于最前有所不同。虽然他的结论尚未被大多数系统学家所接受,因为具合生心皮和下位子房的 Trichopus 似乎太特化。但他的方法,显然受到分支学派简约原则的影响,不同于前两个学者,值得注意。

## 5 结束语

笔者于1983年一文中曾对我国今后研究百合科植物提出6点意见,今日看来也还值得 参考。但正如本文前言中所说,今后宜在更广泛的背景下进行研究,为此也作些补充建议。

- (a) 要认清百合超目 (Dahlgren et al.、Takhtajan 和 Thorne 的概念) 是单子叶植物演化的一大主枝,它的成员既具有很大的多样性,但又缺少明显的间断。对待这样的类群,首先要注意研究方法,若在方法论上有所突破,当会对这一类群的认识前进一步,切忌旁敲侧击,只作些分类群等级的垂直变动和提升一些边缘类群。这样非但无济于基本问题的解决,甚至会对系统学上产生"噪音"。
- (b) 研究系统学当注意分类群中的中间环节,所谓节点(knot),找出百合超目中的几个节点,予以重点突破。
- (c) 专著是分类学的基石,要选择一些主产我国的类群,如 Lilium、Nomocharis、Paris ……等,进行专著性研究,否则分类学的大厦无疑建立在流沙之上。
- (d) 选择同一类群,在形态、细胞、分子3个层次上同时进行工作,以研究这3个不同层次如何遵循各自的演化规律,更重要的是又如何将3个层次的子系统统一于一个总的系统发育过程中,因此必须加强多学科和全国的协调和合作。
- (e) 虽然我国是狭义的百合科的分布中心之一,但百合超目中最大的一群 Asparagales (按 Dahlgren et al. (1985) 的概念),也是问题最多,但有许多科,主产南半球或热带地区,这是我国研究百合科不利的一面,因此要进行国际合作。

## 参考文献

汪发缵,唐进,1978,1980. 中国植物志. 第14,15卷. 北京:科学出版社

汤彦承、梁松筠, 1983. 中国百合科的系统梗概及对今后研究的一些意见. 植物研究, 3 (2): 56-72 高文淑, 1991. 植物分类学和物种生物学领域1982-1990年国家自然科学基金资助项目摘录. 植物分类学报, 29 (4): 383-384

路安民, 1984. 诺·达格瑞 (R. Dahlgren) 被子植物分类系统介绍和评注. 植物分类学报, 22 (6): 497—508

Cronquist A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press

Cronquist A. 1985. Review of Dahlgren R. M. T., Clifford H. T. Yeo P. F 1985. Brittonia, 37: 231-233

Cronquist A. 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. 2nd ed. New York: The New York Botanical Garden

Dahlgren G. 1989. An undated angiosperm classification. Bot Journ Linn Soc. 100: 197-203

- Dahlgren R M T. Clifford H T. 1982. The Monocotyledons: A Comparative Study. London: Academic Press
- Dahlgren R M T. Clifford H T. Yeo P F. 1985. The Families of the Monocotyledons. Berlin: Springer-Verlag
- Dahlgren R M T. Rasmussen F M. 1983. Monocotyledon evolution: characters and phylogenetic estimation. Evol Biol. 16: 255-395
- Davis P H. 1978. The moving staircase: discussion on taxonomic rank and affinity. Not Roy Bot Gard Edinb. 36: 325-340
- Davis P H. Heywood V H. 1963. Principles of Angiosperm Taxonomy. Edinburg: Oliver & Boyd
- Engler A. Prantl K. 1930. Die Naturlichen Pflanzenfamilien. 2 Auflage 15a Band. Leipzig: Verlag Von Wilhelm Engelmann (Juncaceae by Vierhapper F. Stemonaceae & Liliaceae by Krause K. Haemodoraceae by Pax F. Amaryllidaceae by Pax F & Hoffmann K. Velloziaceae by Pax F. Taccaceae by Pax F. Dioscoreaceae by Knuth R. Iridaceae by Diels L)
- Good R. 1974. The geography of flowering plants. 4th ed. London: John Wiley & Ltd.
- Hutchinson J. 1926. 1934. 1973. The Families of Flowering Plants. Arranged According to a New System Based on Their Probable Phylogeny. Vol I. Dicotyledons. Vol I. Monocotyledons. London: Macmillan & Co Ltd; 3rd ed. Clarendon Press
- Lawrence G H M. 1951. Taxonomy of Vascular Plants. New York: Macmillan
- Lu A M. 1989. Explanatory notes on Dahlgrens system of classification of angiosperms. Cathaya. 1:149—160
- Melchior H. 1964. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 Auglage 2 Band. Berlin-Nikolassee: Gebruder Borntraeger
- Takhtajan A. 1969. Flowering Plants: Origin and Dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd
- Takhtajan A. 1980. Outline of classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot Rev. 46: 225-359
- Takhtajan A. 1987. Systema Magnoliophytorum. Leninopli: Officina editoria «Nauka»
- Thorne R F. 1973. Inclusion of the Apiaceae (Umbelliferae) in the Araliaceae. Not Roy Bot Gard Edinb. 32 (2): 161-164
- Thorne R F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. Bot Rev. **58** (3): 225—348 Yeo P E. 1989. What is happening to the monocotyledon? Plant Syst Evol. **167**: 75—86